Aus dem Zoologischen Institut (Vorstand Prof. Dr. Autrum)
und dem Physiologischen Institut (Vorstand Prof. Dr. Dr. Wöhlisch)
der Universität Würzburg

Die Ableitung der Eichreizkurven des Farbensehens aus Erregungsmustern des Sehnerven

Inaugural - Dissertation

zur Erlangung der naturwissenschaftlichen Doktorwürde
verfaßt und einer Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät der
Julius-Maximilians-Universität zu Würzburg

vorgelegt von

Heinrich Seidl

aus

Amberg/Opf.

1955

Mit Genehmigung

der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Würzburg

1. Referent: Prof. Dr. Autrum

2. Referent: Prof. Dr. Dr. Wöhlisch

Dekan: Prof. Dr. H. L. Schmid

Tag der mündlichen Prüfung: 22. 7. 1955

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Würzburg
(Direktor: Prof. Dr. H. J. Autrum)
und dem Physiologischen Institut der Universität Würzburg
(Direktor: Prof. Dr. Dr. E. Wöhlisch)

Die Ableitung der Eichreizkurven des Farbensehens aus Erregungsmustern des Sehnerven

Von H. Seidl

Mit 10 Abbildungen

Eingegangen am 1. März 1956

Einleitung

Es ist eine altbekannte Tatsache, daß es keine Theorie gibt, die sämtliche Erscheinungen des Farbensehens einheitlich zu erklären vermag. Die Diskussion über dieses Problem verstummte daher nie.

Von den vielen Theori[illegible] die meiste Bedeutung gewonnen, die das Farbens[illegible] on sogenannten Grundempfindungen ode[r]

Dieser gefestigt ersch[illegible] neute von einer Reihe von Forschern an[illegible] egt in dem Phänomen der Farbänderun[illegible] autreizung. Diese von *Prevost* [20] entdeckt[illegible] schon immer ein Rätsel dar, da sie sich ke[illegible] ien ließen. Immer galt die Ansicht, daß di[illegible] ; gleichzeitig eine Lösung des allgemeinen[illegible] werde. Ich möchte hier nur eine neuere A[illegible] *don* [4] zitieren: "It may be that one day [illegible] great enigma of colorvision, the specific[illegible]"

Andere Autoren geh[illegible] *ehrcke* [9] z. B. zieht aus seinen Untersuchungen folgenden Schluß. Daß [illegible] e Versuche „die in der Literatur verbreitete Ansicht widerlegen, daß das Sehen einer Farbe immer auf die Reizung von Netzhautelementen zurückzuführen ist, welche auf mehrere bestimmte Wellenlängengruppen abgestimmt sind, und daß die Reizsumme dieser die gesehene Farbe kennzeichne."

Ähnlich lautet auch die Ansicht von *Christian, Haas* u. *v. Weizsäcker* [22]: „Jedenfalls darf man aber sagen, daß die hier mitgeteilten Versuche

mehrere Bedeutung zu haben scheinen. Erstens beweisen sie erneut und verbessert, daß die von *Fechner* entdeckten Phänomene mit den von *Helmholtz* und *Hering* begründeten Komponententheorien nicht erklärbar, mit einer physiologischen Theorie nicht vereinbar sind. Zweitens sind sie hinreichend gesichert, daß eine neue Diskussion des Begriffes ‚Farbensehen' notwendig wird."

Das Problem der Farbempfindung ist also heute noch ungeklärt. Diese Arbeit will den Versuch unternehmen, dem Ziel etwas näher zu kommen. Es wird sich zeigen, daß die Wahrnehmung einer Farbe auf die Reizung von Netzhautelementen zurückzuführen ist, welche auf bestimmte Wellenlängengruppen abgestimmt sind, und daß die Reizsumme dieser die gesehene Farbe kennzeichnet. Weiter wird sich zeigen, daß die von *Prevost* [20], nicht von *Fechner*, entdeckten Phänomene mit einer physiologischen Theorie gut vereinbar sind. Eine entscheidende Änderung wird nur in der Auffassung des Urfarbengedankens eintreten.

Einige Teile der vorliegenden Arbeit wurden innerhalb eines Vortrages der Physikalisch-Medizinischen Gesellschaft Würzburg am 29. Mai 1952 bereits veröffentlicht. (Siehe „Berichte der Physikalisch-Medizinischen Gesellschaft zu Würzburg", Neue Folge, Band 66.)

Eine neue Ableitung der Eichreizkurven des Farbensehens

Beim Studium der vielen verschiedenen, sich ergänzenden und widersprechenden Theorien des Sehvorganges, speziell der Entstehung der Farbempfindung, wird deutlich, daß es sehr schwer ist, von gewissen letzten Erscheinungen, die sicherlich aus sehr verwickelten Einzelvorgängen resultieren, auf ein allgemeines Gesetz, einen prinzipiellen Grundcharakter der Erscheinungen zu schließen. Große Fortschritte in dieser Richtung brachten Untersuchungen von *Donner* [5].

Die Netzhaut der Katze wird mit einer Mikroelektrode untersucht. Es ergab sich, daß man von der beleuchteten Netzhaut mit Hilfe dieser Mikroelektrode von ganz bestimmten, wohl zu unterscheidenden Punkten elektrische Impulse aufzufangen vermag.

Es gibt drei Haupttypen unter den diese Impulse liefernden Elementen, nämlich

a) sogenannte „Ein-Elemente", die nur auf den Beginn der Beleuchtung hin mit Impulsen antworten,

b) sogenannte „Aus-Elemente", die nur auf das Aufhören der Beleuchtung, und

c) sogenannte „Ein/Aus-Elemente", die auf beides reagieren.

Die Zahl der Impulse pro Sekunde ist im allgemeinen abhängig von der Wellenlänge λ, der Intensität I, der Belichtungszeit t, der Latenzzeit τ und dem Zustand des Auges A.

Unter Latenzzeit wollen wir einen Zeitabschnitt verstehen, der sich vom Beginn der Belichtung ab bis zum Einsetzen der Zählung der Impulse erstreckt. Die Zähldauer beträgt im allgemeinen 0,1 sec.

Donner verwendet monochromatische Lichter, deren relative Intensität so abgestimmt war, daß die Wirksamkeit auf das dunkeladaptierte Auge, gemessen an der Bleichung des Sehpurpurs, gleich groß war. Die relative Intensität war also dem reziproken Wert der Höhe der Absorptionskurve des Sehpurpurs bei der betreffenden Wellenlänge proportional. Im unbunten Dämmerungssehen ergibt ein solches Spektrum stets konstante Effekte. Geht man jedoch zu höheren Intensitäten über, bei denen der Tagessehapparat in Funktion tritt, so erhält man andere Ergebnisse.

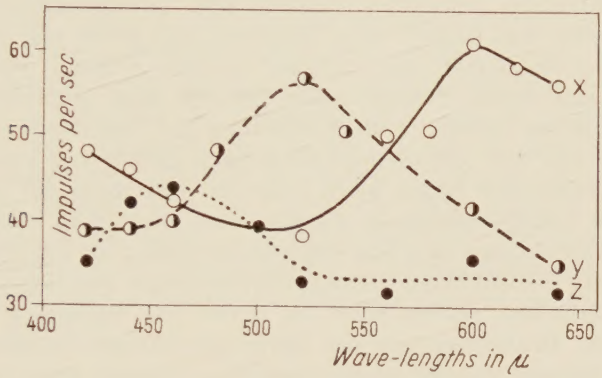

Abb. 1 (nach Donner 1950). Analyse von 9 Elementen. Mittlere Impulsfrequenz bei einer Zählperiode von 0,1 sec. Latenzzeiten sind auf die Maxima bezogen, wie im Text erklärt ist. Offene Kreise: Mittelwerte aus 5 Messungen, mittlere Verzögerung der Zählperiode 0,03 sec. Halb gefüllte Kreise: Mittelwerte aus 5 Messungen, mittlere Verzögerung 0,17 sec. Gefüllte Kreise: Mittelwerte aus 4 Messungen, mittlere Verzögerung 0,24 sec. Gleiche Bleichung des Sehpurpurs.

Ein Impulsfrequenzmaximum besteht im langwelligen Teil des Spektrums, ein weiteres im mittelwelligen und ein drittes im kurzwelligen Teil. Diese drei Maxima werden zu verschiedenen Zeiten nach Reizbeginn, d. h. also nach verschiedenen Latenzzeiten erreicht und zwar das Maximum im langwelligen Teil nach einer Latenzzeit von 0,03 sec, das Maximum im mittelwelligen Teil nach 0,17 sec und das Maximum im kurzwelligen Teil nach 0,24 sec. Mißt man die Impulse für alle Wellenlängen mit einer Latenzzeit von 0,03 sec, so erhält man die Kurve X in Abb. 1. Das gleiche kann man mit einer Latenzzeit von 0,17 sec durchführen und man erhält eine Kurve, in der die X-Werte ebenfalls enthalten sind. Diese werden eliminiert und man erhält die Kurve Y der Abb. 1. Bei einer Latenzzeit von 0,24 sec und Elimination der X- und Y-Werte erhält man auf die gleiche Weise die Kurve Z der Abb. 1. Diese Kurven lassen den Schluß zu, daß sich in der Retina drei verschiedene Resonatoren befinden, die mit verschiedenen Latenzzeiten auf Lichtreize reagieren.

Dieses Ergebnis bildet, für sich allein betrachtet, eine Bestätigung des Dreikomponentengedankens. Einmal in empirischer Hinsicht: Es sind tatsächlich drei und anscheinend nur drei Netzhautelemente vorhanden, die auf verschiedene Wellenlängen verschieden ansprechen, mit dem Maximum jeweils im Rot, Grün und Blau. Im Sinne der Dreikomponenten-

theorie von *Lomonossow* * - *Young* - *Helmholtz* könnte dieser experimentelle Befund so ausgedeutet werden: Die eine Kurve mit dem Maximum im Rot bestimmt den Grad der retinalen Rotempfindung, die nächste den Grad der Grünempfindung und die dritte den Grad der Blauempfindung.

Hierin liegt eigentlich das unbewiesene hypothetische Element dieser Theorie, also nicht in dem Gedanken an die Existenz von Netzhautelementen, die auf Wellenlängen abgestimmt sind, nicht in der Anzahl derselben, sondern einzig allein in der zugehörigen Empfindung der „Urfarbigkeit". Das will folgendes heißen: Die Farben werden nicht unter einem einheitlichen Gesichtspunkt betrachtet, sondern sehr unterschiedlich aufgefaßt. Es gibt zunächst drei Grund- oder Urfarben, von denen nur gesagt wird, daß es sich um ein „Urrot", ein „Urblau" und ein „Urgrün" oder „Urgelb" handelt. Da eine solche Urfarbe allein für sich nicht empfunden werden kann, stellte schon *Helmholtz* die Vermutung auf, daß durch eine Wellenlänge immer alle drei Urfarbenempfindungen gleichzeitig ausgelöst werden. In der Farbebene liegen diese Urfarben außerhalb des eigentlichen, d. h. wirklich wahrgenommenen Farbgebietes. Weiterhin wird das Weiß mit seinen Abstufungen zu Grau empfindungsmäßig als ein eigener Komplex behandelt, obwohl Weiß auch durch Summation von bestimmten bunten Farben erhalten werden kann. Es taucht die berechtigte Frage auf, ob eine solche Unterscheidung der Farbempfindungen zulässig ist. Man spricht von Farben, die wir nicht empfinden können, dann von Farben, die aus diesen resultieren, und wiederum von anderen Farben, denen teils eigene Sinnesorgane zugesprochen werden und die teils aus obigen Farben hervorgehen können.

In neuerer Zeit erkannte man, daß drei derartige Urfarben nicht ausreichen. So schuf *Cibis* [3] nach der Vierfarbentheorie von *Hering* eine Fünffarbentheorie, *Granit* eine Sechsfarbentheorie und *Hartridge* [11, 12, 13] eine Siebenfarbentheorie. Auch gewisse Modifikationen konnten keine Klärung bringen: *Franz* [8], *Fleischer* [7], *Neugebauer* [17, 18, 19], *Jordan* [15]. Diese Erweiterung der Zahl der Grundempfindungen geschah nun nicht allein im Hinblick auf neue experimentelle Ergebnisse, sondern auch von dem Gesichtspunkt aus, alle Erscheinungen des Farbensehens einheitlich zu erklären.

Es ist einleuchtend, daß diese Erklärung mit sieben Urfarben leichter zu bewerkstelligen ist, als mit drei. Ebenso einleuchtend aber ist es, daß mit jeder neu hinzugekommenen Urfarbe die betreffende Theorie in dem selben Maße hypothetischer geworden ist. Weiter zu beachten ist, daß die Farbänderungen bei intermittierender Beleuchtung den Urfarbengedanken als solchen widerlegen, wenn man nicht von vorneherein versuchen will, einen Gedanken um des Gedanken willens zu retten und so eine Theorie aufzubauen sucht, die in ihrem hypothetischen Grad alle bisherigen Theorien übersteigt.

Wir geben also den Urfarben- oder Grundempfindungsgedanken auf und versuchen ohne vorbelastende Hypothesen eine Erklärung jener Erscheinungen, die wir „Farben" zu nennen pflegen, zu finden.

* Als eigentlicher Begründer der Dreikomponententheorie ist *Lomonossow* [16] anzusprechen.

Es treffe eine monochromatische elektromagnetische Schwingung mit einer Wellenlänge aus dem Bereich von etwa 380—780 mμ auf die Retina. Hier wird die Lichtwelle, wie bekannt, von den Stäbchen und Zäpfchen absorbiert. Die Stäbchen und Zäpfchen werden von der Lichtwelle „erregt", das heißt mit anderen Worten, es wird die Schwingungsenergie in andere Energieformen übergeführt, ein Vorgang also, der ganz in den Bereich der Physik und Chemie, speziell der Biophysik fällt. Für diesen Absorptionsvorgang gelten die gleichen Gesetzlichkeiten, wie für die allgemeine Wechselwirkung von elektromagnetischen Schwingungen und Materie.

Nach *Donner*[5] gibt es drei verschiedene Resonatoren in der Retina. Jeder analysierende Resonator liefert bei einem bestimmt vorgegebenen Reiz eine gewisse Zahl von Impulsen pro Sekunde, die noch durch die beeinflussende Erregung der Nachbargebiete und eventuell durch die Rückleitung der Erregung vom Gehirn zu den Ausgangsstellen, sowie durch den allgemeinen Zustand des Auges modifiziert sein kann.

Im Gehirn kommen also auf Grund der Reizqualität, d. h. auf Grund der jeweiligen Wellenlänge λ, der Belichtungszeit t, der Latenzzeit τ, der Intensität I des Lichtes, des Reizbildes F und des Zustandes des Auges A von einem Resonator ν Impulse pro Sekunde an. ν ist demnach eine Funktion von λ, t, τ, I, F, A.

$$\nu = f(\lambda, t, \tau, I, F, A).$$

Da immer alle drei Resonatoren gleichzeitig gereizt werden, erhalten wir insgesamt ein Tripel von Impulsfrequenzen.

Bis hierher ist die Theorie nichts anderes als eine Darstellung der experimentellen Tatsachen. Die entscheidende Frage ist jetzt folgende: Genügen diese Impulstripel zur Charakterisierung der Farbempfindungen, d. h., besteht ein funktioneller Zusammenhang zwischen den Impulstripeln und den diesen nachfolgenden Farbempfindungen?

Der einfachste Fall wäre, daß diese Impulstripel direkt den Farbempfindungen in eindeutiger Weise zugeordnet werden können. Jedes Tripel von Zahlen (X, Y, Z) charakterisiert dann eine bestimmte Farbe. Geometrisch ausgedrückt heißt das: Es liegt eine dreidimensionale Mannigfaltigkeit vor, so daß jedem Punkt eines Farbraumes umkehrbar eindeutig eine bestimmte Farbe zugeordnet werden kann.

Es war bisher schon möglich, die Farben in einer Farbebene, bzw. in einem Farbraum geometrisch darzustellen. Dies beruhte vor allem auf den Gesetzen von *Grassmann*[10], deren erstes folgendes aussagt: „Werden drei geeignete Lichtarten in einem bestimmten Verhältnis gemischt, so kann damit jeder beliebige Farbreiz nachgeahmt werden."

Die folgende Begriffserklärung der Farbebene und des Farbraumes lehnt sich unmittelbar an *Bouma*[1] an.

Wählt man z. B. als die drei „geeigneten Lichtarten" die Spektralfarben mit den Wellenlängen 700 mμ, 546,1 mμ und 435,8 mμ, so kann man diesen Grundfarben oder Eichreizen in einer Zeichenebene drei beliebige verschiedene Punkte zuordnen, die nur nicht in einer Linie liegen dürfen. Um

die anderen Farben in dieser Zeichenebene angeben zu können, wird die allgemein gültige Abmachung getroffen, daß die Mischung zweier Farben durch die Punkte auf der Verbindungslinie der beiden Punkte, welche die genannten beiden Farben darstellen, bezeichnet wird. Der Ort der Mischung auf der Linie wird durch das erforderliche Mischungsverhältnis der beiden Komponenten bestimmt. Es entsteht demnach ein Grundfarbendreieck, auf dessen Rand alle die Farben liegen, die durch Mischung zweier „Grundfarben" nachgeahmt werden können. Die Punkte im Innern dieses Grundfarbendreiecks charakterisieren dann jene Farben, die unter Anwendung aller drei Grundfarben nachgeahmt werden können. Hier liegt insbesondere der Weißpunkt. Die Sättigung der Farben nimmt also vom Rande des Dreiecks in Richtung zum Weißpunkt ständig ab. Im Gegensatz hierzu ist die maximale Sättigung der Farben auf dem Rande des Grundfarbendreiecks im allgemeinen noch nicht erreicht, so daß ein Teil der Farbpunkte in das Außengebiet dieses Dreiecks fällt. So entsteht eine Kurve der gesättigten Spektralfarben, die durch die Purpurgerade geschlossen wird.

Diese Farbkurve kann man dann so durch ein Dreieck umschließen, daß die Farbkurve ganz in das Innere des Dreiecks fällt. Dieses Dreieck nennt man kurz das Farbdreieck. Ein Farbpunkt ist dann durch seine Abstände von den Seiten eindeutig bestimmt. Farben, die sich nur hinsichtlich des Helligkeitseindrucks unterscheiden und daher eine Reihe von Farben gleicher Reizart bilden, stimmen nunmehr im Verhältnis obiger drei Größen überein.

Farben gleicher Reizart können demnach in der Farbebene durch einen gemeinsamen Punkt dargestellt werden, d. h. das Verhältnis ihrer Farbkoordinaten ist konstant.

Will man auch den Farben, die sich nur hinsichtlich ihrer Leuchtdichte unterscheiden, eigene Punkte zuordnen, so führt die geometrische Darstellung notwendig zu einer dreidimensionalen, räumlichen Abbildung, zu einem Farbraum. Jeder Punkt dieses Raumes kann bestimmt werden durch seine Abstände zu drei Koordinatenebenen, d. h. jede Farbe kann charakterisiert werden durch drei Zahlen (X, Y, Z).

Zwischen dem Farbraum und der Farbebene besteht eine einfache Beziehung. Zu einem Punkt im Farbraum mit den Koordinaten (X, Y, Z) gehört ein Punkt der Farbebene mit einem bestimmten Verhältnis X : Y : Z. Dieser Punkt kann festgelegt werden durch die Größen

$$x = X : (X + Y + Z), \quad y = Y : (X + Y + Z), \quad z = Z : (X + Y + Z).$$

Es ist dann

$$x : y : z = X : Y : Z \text{ und}$$

$$x + y + z = 1.$$

Aus der letzten Beziehung folgt, daß man von den drei Größen x, y, z nur zwei zu kennen braucht, die dritte ist dann ohne weiteres zu berechnen. Wir haben also wirklich eine zweidimensionale Menge erhalten, die in einer ebenen Fläche abgebildet werden kann. Es ist demnach von Wich-

tigkeit, stets scharf zwischen Farbkoordinaten im Raum — oft auch kurz trichromatische Koordinaten genannt — und den Größen zu unterscheiden, welche den Farbreiz in der Farbebene bestimmen — oft auch als Eichreizanteile bezeichnet. Soweit die Darstellung nach *Bouma* [1].

Um jedoch eine derartige Darstellung in der Ebene durchzuführen, mußten bisher gewisse willkürliche Festsetzungen getroffen werden. Man wählte

1. drei geeignete Lichtarten (gewöhnlich die Spektralfarben mit den Wellenlängen 700 mμ, 546,1 mμ und 435,8 mμ) und gab diesen Eichreizen in der Zeichenebene

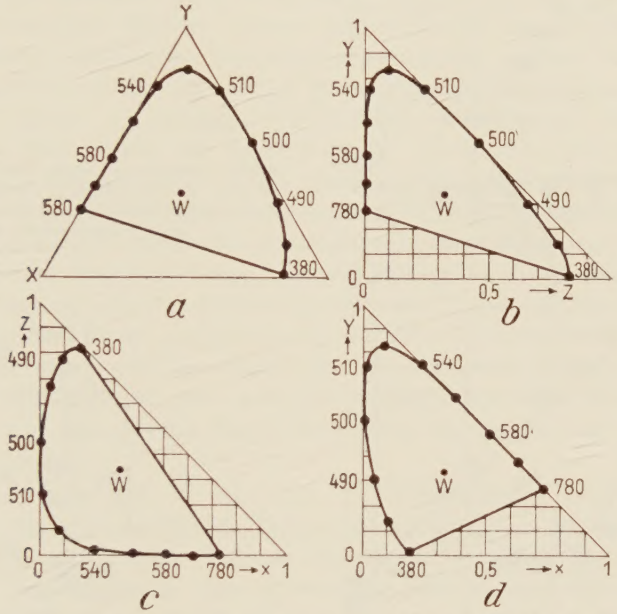

Abb. 2 (nach Bouma 1951). Aus dem XYZ-System abgeleitete Farbendreiecke. a) gleichseitige Form, b) bis d) rechtwinklige Form.

2. willkürliche Koordinaten. Um die anderen Farben in der Zeichenebene angeben zu können, trifft man dann

3. weiterhin die Abmachung, daß man die Mischung zweier Farben durch Punkte auf der Verbindungslinie der beiden Farbpunkte, welche den beiden Farben zugeordnet sind, bezeichnet. Der Ort der Mischung auf der Linie wird

4. durch das erforderliche Mischungsverhältnis der beiden Komponenten bestimmt. Für die Farbkoordinaten gilt das dritte *Grassmann*sche Gesetz [10]: Zwei Lichter, die nebeneinander betrachtet dieselbe Farbempfindung hervorrufen, zeigen auch bei weiteren Mischungsprozessen das gleiche Verhalten, und es kann daher in jeder Mischung die eine durch die andere ersetzt werden.

Wird also ein Farbreiz K_1, charakterisiert durch die Koordinaten X_1, Y_1, Z_1, gemischt mit einem Farbreiz K_2, charakterisiert durch die Koordi-

naten X_2, Y_2, Z_2, dann wird die Mischfarbe $K_1 + K_2$ dargestellt durch die Farbkoordinaten $(X_1 + X_2)$, $(Y_1 + Y_2)$, $(Z_1 + Z_2)$.

Wenn also die Annahme richtig ist, daß bereits die Impulstripel zur Festlegung der Farbreize genügen, dann müssen diese Impulstripel auch eine eindeutige Darstellung der Farben in der Ebene zulassen. Als Farbkoordinaten gelten dann die jeweiligen Ordinatenwerte X, Y, Z aus Abb. 1 und in der Ebene die Verhältnisse $x = X : (X + Y + Z)$, $y = Y : (X + Y + Z)$, $z = Z : (X + Y + Z)$. Man erhält auf diese Weise die in den Abb. 3—5 dargestellten Kurven.

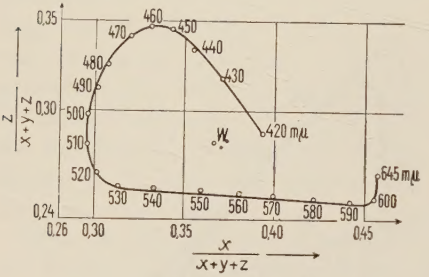

Abb. 3. Farbkurve nach dem XYZ-System in der xz-Darstellung, wobei als Farbkoordinaten XYZ die Ordinatenwerte aus Abb. 1 genommen sind.

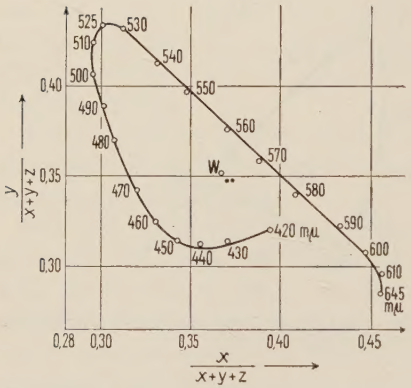

Abb. 4

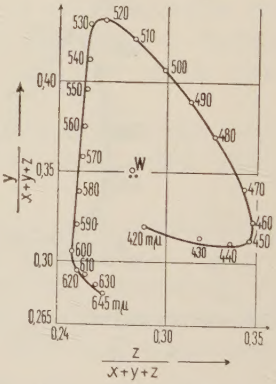

Abb. 5

Abb. 4. Farbkurve nach dem XYZ-System in der xy-Darstellung, wobei als Farbkoordinaten XYZ die Ordinatenwerte aus Abb. 1 genommen sind.

Abb. 5. Farbkurve nach dem XYZ-System in der zy-Darstellung, wobei als Farbkoordinaten XYZ die Ordinatenwerte aus Abb. 1 genommen sind.

Der Versuch, die Impulstripel als eindeutige Charakteristika der Farbempfindungen anzusprechen, führte demnach zu folgenden Ergebnissen:

1. Die Spektralfarben liegen auf einer Kurve. Das heißt, die Farbpunkte sind nicht willkürlich auf der Farbebene verteilt, was durchaus denkbar gewesen wäre, da wir keinerlei Voraussetzungen benutzten.

2. Diese Kurve ist stetig. Das heißt, ähnlichen Farbempfindungen sind auch benachbarte Farbpunkte zugeordnet.

3. Diese Kurve schneidet sich nicht mit sich selbst. Das heißt, verschiedenen Farbempfindungen entsprechen auch verschiedene Farbpunkte.

4. Diese Kurve schließt sich nicht. Das heißt, es bleibt ein Gebiet offen, das weiter unten den Purpurempfindungen zugeordnet werden wird.

Diese wenigen Punkte genügen bereits zu der Feststellung, daß unsere Impulstripel zur eindeutigen Charakterisierung der Spektralempfindungen genügen. Dieses Ergebnis ermutigt uns, in der eingeschlagenen Richtung weiter zu suchen.

Wenn man sich überlegt, daß zwischen der Entstehung der Impulstripel und der eigentlichen Empfindung mehrere physiologische Vorgänge liegen, dann müssen notwendigerweise alle Farbkurvenbilder, gewonnen von den einzelnen Neuronen aus, wenn nicht zu den gleichen, so zum mindesten zu ähnlichen Bildern führen und zwischen den einzelnen Farbkurven müssen eindeutige Transformationsgesetze gelten. Nun kennen wir die Farbkurven des Menschen, gewonnen als Empfindung des Sehzentrums, belastet mit einigen willkürlichen Koordinaten. Andererseits kennen wir jetzt durch die Abb. 3—5 die Farbkurven der Katze, gewonnen auf einer retinalen Stufe ohne vorbelastende Koordinaten. Es werden aus dreierlei Gründen Unterschiede in den Farbkurven auftreten müssen. Einmal auf Grund des Unterschiedes Mensch—Katze. Dies führt jedoch zu keiner grundsätzlichen Unterscheidung, da die Retina der Katze ähnlich gebaut ist, wie die Retina des Menschen und darüber hinaus das Farbensehen der Katze nachgewiesen wurde [2]. Zweitens müssen Unterschiede auftreten durch die Wahl von verschiedenen Koordinaten. Und schließlich sind Unterschiede dadurch bedingt, daß beim Menschen das Farbenbild auf der letzten Stufe entworfen wurde, bei der Katze auf einer sehr frühen.

Vergleichen wir Abb. 3 mit Abb. 2 c, so erkennen wir, daß beide Kurven in ihren wesentlichen Teilen übereinstimmen. Im langwelligen Gebiet liegen auf beiden Kurven die Spektralfarben auf einer Geraden (von dem Bogen in Abb. 3 zwischen 600 mμ und 645 mμ wollen wir zunächst absehen). Beide Kurven besitzen zwischen 530 mμ und 510 mμ ihre größte Krümmung, um dann bis zum kurzwelligen Teil in einen Bogen auszulaufen. Die Übereinstimmung der übrigen Kurven ist ebenso überzeugend. Man ersieht daraus, daß zwischen beiden Kurvenarten eine eindeutige Transformation bestehen muß, was wir als

5. Ergebnis werten wollen. Ein

6. Ergebnis bekommen wir, wenn wir zu den Farbmischungen übergehen. Die bisherigen Erfolge ermutigen uns, wiederum in analoger Weise zu verfahren. Wirken also zwei Wellenlängen gleichzeitig auf die Retina, so werden sicherlich die zu den einzelnen Wellenlängen gehörenden Impulse sich gegenseitig beeinflussen. Nehmen wir den einfachsten Fall an, daß sich die zu einem Rezeptor gehörenden Impulse addieren

$$\text{also } (X_1 + Y_1 + Z_1) + (X_2 + Y_2 + Z_2) = (X_1 + X_2,\ Y_1 + Y_2,\ Z_1 + Z_2).$$

Zeichnet man das Mischungsergebnis in unser Kordinatensystem ein, so sieht man, daß die Mischfarbe auf der durch die beiden Ausgangspunkte

bestimmten Geraden zu liegen kommt und zwischen die beiden Punkte fällt. Auf diese Weise kann die Kurve durch das Purpurgebiet geschlossen werden.

Nun fehlt uns zur völligen Übereinstimmung mit dem bisherigen nur noch der Weißpunkt. Bisher pflegte man Licht- und Farbempfindungen zu unterscheiden und verstand dabei unter Lichtempfindung die Weißempfindung. Doch bereits *Trendelenburg* [21] bemerkte, daß es richtiger erscheine, „alle Gesichtsempfindungen als Farbempfindungen zu bezeichnen und sie ihrer physiologischen Natur nach in Unbuntempfindungen und Buntempfindungen zu unterscheiden". In theoretischer Hinsicht war man sich bisher sehr im Unklaren, ob man eine besondere Weißkomponente postulieren solle oder nicht, und wenn ja, welchen Netzhautelementen man diese Urempfindung zuordnen solle. Der verschiedene Sättigungsgrad der Farben bildete hierbei ein großes Problem.

Die Lösung dieser Unklarheiten innerhalb der hier vorliegenden Theorie bildet ein

7. Ergebnis. Da wir alle Licht- und Farbempfindungen auf eine Stufe stellen, hat auch Weiß keine Sonderstellung gegenüber den anderen Farbempfindungen. Weiß wird am einfachsten erzeugt durch Einwirkung des gesamten Spektrums auf das Auge. In unserer angenommenen Approximation heißt dies, daß sich die einzelnen Impulse in den drei Rezeptoren summieren, oder mit anderen Worten, daß die Weißempfindung zugeordnet werden kann dem Impulstripel

$$(\int X \cdot d\lambda),\ (\int Y \cdot d\lambda),\ (\int Z \cdot d\lambda),$$

wobei über das gesamte Intervall des sichtbaren Lichtes zu summieren ist und X, Y, Z die in Abb. 1 aufgezeichneten Funktionen von λ darstellen. Wenn unsere bisherigen Überlegungen richtig waren, dann muß der Weißpunkt in das von den Kurven der Abb. 3, 4, 5 umrandete Gebiet fallen. Dies trifft tatsächlich zu.

Dieses letzte Ergebnis ist von ganz beträchtlicher Bedeutung. Denn wie es z. B. nicht selbstverständlich war, daß wir eine eindeutige Kurve bekommen haben, so hätte umsomehr der Weißpunkt irgendwo in unsere Farbebene fallen können und nicht ausgerechnet in das von der Farbkurve begrenzte Gebiet.

Ein Wort über die Genauigkeit unserer Ergebnisse. Drei Fehlerquellen sind möglich:

1. Die Kurve X der Abb. 1 ist eine Mittelwertskurve, entstanden aus fünf Meßkurven. Vier dieser Kurven hatten ihr Maximum bei 600 mμ, die fünfte bei 620 mμ. Dieser Punkt und auch seine beidseitige Umgebung sind also sehr genau bestimmt. Anders ist es mit dem kurzwelligen Teil dieser Kurve, bei dem Schwankungen bis zu 50 % der Maximalfrequenz auftreten. Die Kurve Y der Abb. 1 wurde aus fünf Einzelkurven gewonnen, von denen vier das Maximum bei 520 mμ und eine bei 560 mμ besaßen. Der Maximalpunkt und seine beidseitige Umgebung sind also wiederum gut bestimmt, die übrigen Teile zeigen kleinere Abweichungen.

Die Z-Kurve der Abb. 1 endlich ist aus vier Kurven zusammengesetzt, die alle ihr Maximum bei 460 mμ besitzen. Größere Abweichungen bis zu 30 % der Maximalfrequenz stellen sich aber dann im mittel- und langwelligen Gebiet wieder ein. *Donner*[5] selbst schreibt hierzu: „. . ., it can be seen in this respect the elements differ greatly. The variations in the shape of the curves do not seem to be equally great."

Folgendes ist zu beachten: Die X-Kurve ist im langwelligen Teil am genauesten, die Y-Kurve im mittelwelligen und die Z-Kurve im kurzwelligen. Die Verhältnisse $X : (X + Y + Z)$, $Y : (X + Y + Z)$, $Z : (X + Y + Z)$ sind also jeweils im lang-, mittel- oder kurzwelligen Teil gut bestimmt, da sich der Fehler in der Summe $X + Y + Z$ nicht so sehr bemerkbar macht.

Die Kurve mit den Koordinaten $x = X : (X + Y + Z)$ und $y = Y : (X + Y + Z)$ ist also im mittel- und langwelligen Teil genauer als im kurzwelligen, dafür ist die Kurve mit den Koordinaten $y = Y : (X + Y + Z)$ und $z = Z : (X + Y + Z)$ im kurz- und mittelwelligen Teil besser bestimmt. Somit kann aus den drei Kurven der Abb. 3, 4, 5 als gesichertes Ergebnis folgendes entnommen werden: Zwischen 600 mμ und 530 mμ wird der Kurvenverlauf durch eine Gerade wiedergegeben, zwischen 530 mμ und 510 mμ folgt eine starke Krümmung, die bis 460 mμ in einen leichten Bogen übergeht, um dann nochmals stärker gekrümmt zu werden. Der Weißpunkt liegt jedenfalls inmitten des von der Kurve umschlossenen Gebietes. Die Krümmung am Ende des langwelligen Teiles kann den Sachverhalt richtig wiedergeben — es handelt sich ja um Messungen an der Katze — oder auch falsch sein, da die Z-Kurve im langwelligen Gebiet sehr schlecht bestimmt ist.

2. Ein weiterer Fehler liegt in der Tatsache, daß die Kurven X, Y, Z der Abb. 1 jeweils nur durch neun Punkte festgelegt sind in einer Weise, die immerhin noch leichte Veränderungen des Kurvenumlaufes gestatten. Bildet man jedoch Maximal- und Minimalkurven und bestimmt dann einen Maximal- und Minimalweißpunkt W_1 und W_2, so ersieht man aus den Abb. 3—5, daß die Abweichungen unbedeutend sind und innerhalb der allgemeinen Fehlergrenze liegen.

3. Ein letzter geringer Fehler ist der, daß die Kurven der Abb. 1 sehr grob sind, so daß bei der Bildung der Impulstripel Ablesefehler auftreten können, die aber bestimmt innerhalb der allgemeinen Fehlergrenze liegen.

Wollen wir zunächst kurz zusammenfassen: Die von *Donner*[5] entdeckten Impulstripel können als Farbkoordinaten verwendet werden, sie charakterisieren die Farbempfindung in eindeutiger Weise. Sie erlauben eine Darstellung der Farbreize in der Ebene, die mit der bisherigen nahezu übereinstimmt. Der Grund der teilweisen Verschiedenheit ist darin zu suchen, daß es sich um Messungen an der Katze handelt und daß die bisherigen Farbkurven drei willkürliche Punkte enthalten, während das die neuen, voraussetzungslosen oder, wie ich sie nennen möchte, n a t ü r l i c h e n Farbkurven nicht tun. Beide Kurvenarten stellen nur eine Abbildung der einen Kurve auf die andere dar.

III. Farbänderungen bei intermittierender Netzhautreizung

Den ersten Anstoß zu all diesen Betrachtungen gaben die sog. Farbänderungen bei intermittierender Beleuchtung. Diese sollen nun etwas genauer untersucht werden. Dann wollen wir die gewonnenen Ergebnisse mit der vorgetragenen Theorie in Zusammenhang bringen. Ich verweise vor allem auf die Arbeiten [9, 22].

Benutzt wurden Scheiben von 22 cm Durchmesser, eine Osram-Na-Lampe, ein Interferenzfilter in Verbindung mit einer Bogenlampe. Die Durchlässigkeit des Filters betrug 535,8 mμ ± 7,6 mμ, die Entfernung Lichtquelle—Scheibe 0,5 m, die des Beobachters von der Scheibe 1—2 m und mehr.

Beleuchtung mit Na-Licht

Gegeben sei eine weiße Scheibe, auf ihr ein schwarzer Sektor.

1. Versuch

Rotiert eine solche Scheibe, so färbt sich unter bestimmten Bedingungen der Sektor violett. Im einzelnen ergab sich folgendes:

Während bei einem schwarzen Sektor von 10° kein Effekt zu erzielen ist, um die Scheibe lediglich eine violette Aureole sichtbar wird, beginnt bei einer Sektoröffnung von 20° und einer Umdrehungszeit von 1,2 sec/Umdrehung der Sektor sich leicht violett zu färben. Die wahre Verdunkelungszeit beträgt hier 0,07 sec

Abb. 6. Weiße Scheibe mit veränderlichem Schwarzsektor.

und das Hell-Dunkel-Verhältnis ist 17. Die violette Farbe nimmt bei Größerwerden des schwarzen Sektors an Lebhaftigkeit zu. Bei einem Schwarzsektor von 200° bis 240° variiert die Verdunkelungszeit zwischen 0,20 und 0,60 sec, um Violettempfindungen hervorzurufen. Der Zusammenhang des Verhältnisses Hell : Dunkel, also des Verhältnisses Belichtung : Dunkelpause, und der tatsächlichen Verdunkelungszeit ist aus Abb. 7 zu ersehen.

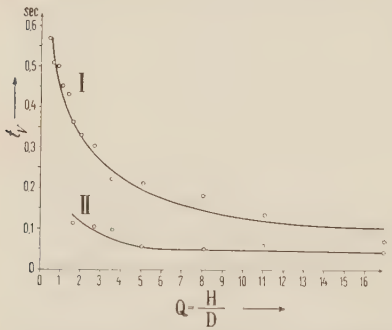

Abb. 7. Verdunkelungsdauer t_V als Funktion des Hell-Dunkel-Quotienten $Q = H/D$ für intermittierende Netzhautreizung durch rotierenden Schwarzsektor (Kurve I), bzw. rotierendes Schwarzsegment (Kurve II).

Diese Werte stellen, vor allem bei größeren Schwarzsektoren, Minimumswerte dar. Aus dieser Kurve ist ersichtlich, daß die wirkliche Verdunkelungsdauer schneller wächst, als das Verhältnis Hell : Dunkel abnimmt, und umgekehrt. Dies war auch zu erwarten, denn eine lineare Abhängigkeit wäre wenig sinnvoll, da der Wert 0 des Hell-Dunkel-Verhältnisses einer völlig schwarzen Scheibe entspricht, was wiederum einer unendlichen Verdunkelungszeit gleichkommt. Bei noch größer werdendem Schwarzsektor werden die Umdrehungsgeschwindigkeiten sehr gering, die Farbe wechselt über dunkles Violett zu Schwarz.

Bei diesen Versuchen ist zu beachten, daß die violette Farbe nicht sofort einsetzt, sondern erst nach einigen Umdrehungen allmählich entsteht. Es handelt sich also nicht um ein reines Nachbild, sondern es ist ein gewisser Wechsel von Beleuchtung und Verdunkelung Voraussetzung.

Bezüglich der *Donner*schen Versuche ersieht man bereits an dieser Stelle, daß die Zeit nach Reizbeginn (bei *Donner* laut Text der Abb. 1 0,03 sec für Rot, 0,17 sec für Grün, 0,24 sec für Blau) größenordnungsmäßig übereinstimmt mit unseren wahren Verdunkelungszeiten.

2. Versuch

Dieselbe Farbe Violett kann, wie bekannt, auch erzeugt werden durch ein etwa 8 mm breites schwarzes Segment (Abb. 8). Die Verdunkelungszeiten liegen aber jetzt beträchtlich niedriger als beim Sektor. Wie aus der Kurve II der Abb. 7 zu ersehen ist, steigen auch hier die Verdunkelungszeiten mit Größerwerden des Segmentes an.

Während bei kleinen schwarzen Sektoren am hinteren Rande der Violettfärbung ein blauer Schimmer zu sehen war, tritt hinter jedem Segment ein ausgeprägter blauer Schweif auf. Wird die Umdrehungszahl bis zur Verschmelzungsfrequenz erhöht, so verschwindet die violette Farbe und es bildet sich ein gleichmäßig blauer Ring aus.

Abb. 8. Weiße Scheibe mit veränderlichem Schwarzsegment.

Bei einem Segment von 100° ist z. B. eine Verdunkelungszeit von einigen Hundertstel Sekunden nötig, bei 180° etwa $^1/_{10}$ sec. Wird das Segment sehr groß, etwa 270°, so färbt es sich bei sehr langsamen Frequenzen violett. Ein Blau tritt hier nicht mehr auf.

Während das Blau beim Sektor nur sehr schwach in Erscheinung trat, ist es beim Segment deutlich zu erkennen. Es hat den Anschein, als ob das Blau zur völligen Ausbildung noch des Simultankontrastes bedarf.

3. Versuch

Setzt man die Kontrastwirkung herab, indem man am Ende des Segmentes — „Ende" bezogen auf die Rotationsrichtung — einen schwarzen Sektor anbringt- so müssen die Verdunkelungszeiten kleiner gewählt werden als bei einem entsprechenden Segment ohne Sektor.

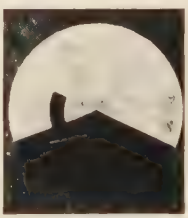

Abb. 9. Weiße Scheibe mit veränderlichem Schwarzsektor und angesetztem Schwarzsegment für Versuche mit herabgesetzem Kontrast.

4. Versuch

Das gleiche tritt ein, wenn durch Änderung des Rotationssinnes der Sektor vor das Segment gesetzt wird. Während man hierbei z. B. bei einem reinen Sektor von 20° die Verdunkelungszeit 0,04 sec zu wählen hat, beträgt sie bei herabgesetztem Kontrast nur mehr 0,02 sec. Dieser Einfluß der Helligkeit der Umgebung macht sich auch bemerkbar bei Zunahme der Sektorgröße.

Während bei nachlaufendem Sektor bei langsamer Rotation die Farbe Violett auftrat, zeigt sich bei vorlaufendem Sektor eine ganz andere Erscheinung. Das Segment färbt sich leuchtend purpurrot, nicht wie in der Literatur zu lesen ist, rot. Ich habe mich zwar nie auf meine eigenen Beobachtungen beschränkt, aber gerade in diesem Falle legte ich besonderen Wert auf die Aussagen von Beobachtungspersonen, die nicht wußten, worauf es bei dem Versuch ankam, also nur nach dem Farbeindruck urteilten. Daß es auch in theoretischer Hinsicht Purpur und nicht Rot sein muß, wird sich weiter unten zeigen.

$Q = H/D$	t_v
6,2	0,14 sec
4,1	0,17 „
2,1	0,19 „
1,6	0,24 „

Auch bei diesen Versuchen steigt die Verdunkelungszeit t_v schneller an als das Hell-Dunkel-Verhältnis abnimmt. Nebenstehende Werte gelten für ein Segment von 20°.

Zusammenfassend kann demnach gesagt werden: Während Violett ein reiner Abklingprozeß ist, kommt bei Blau und bei Purpur noch der Simultankontrast hinzu. Beim Violett sind Verdunkelungszeiten von 0,1 sec und weniger nötig, bei 0,02 sec bis 0,06 sec und herabgesetztem Kontrast tritt dann Blau auf, entsprechend bei 0,2 sec als Mittelwert Purpur.

5. Versuch

Greift ein helles Segment in einen dunklen Sektor und erfolgt die Rotation entgegengesetzt dem Uhrzeigersinn, d. h. reizt zuerst der Sektor das Auge (Abb. 10), so stellt dies für das Segment nur eine Verstärkung der Kontrastwirkung dar, so daß aus dem weißlichen hellen Gelb ein gesättigtes Gelb werden muß, zumal ja auch die Helligkeit des Sektors an beiden Seiten des Ringes bei der Rotation mehr herabgesetzt wird als in der Ringzone.

Abb. 10. Schwarze Scheibe mit veränderlichem Weißsektor und angesetztem Weißsegment für Versuche mit verstärktem Kontrast.

6. Versuch

Rotiert die Scheibe in Abb. 10 im Uhrzeigersinn, reizt also der Einschnitt zuerst das Auge, so entsteht, wie bekannt, die Empfindung Grün.

Interessante Ergebnisse erhält man, wenn statt der gelben, eine grüne Beleuchtung verwendet wird.

Beleuchtung mit grünem Licht

(Verwendet wurde obengenanntes Interferenzfilter in Verbindung mit einer Bogenlampe.)

Versuch 5a

Greift ein grünes Segment in einen schwarzen Sektor und rotiert die Scheibe so, daß zuerst der Sektor die Netzhaut reizt, so entsteht ganz analog nun ein Grün, zurückzuführen auf eine verstärkte Kontrastwirkung.

Versuch 6a

Bei umgekehrter Rotationswirkung entsteht ein Gelb.

Versuch 1a

Einfache Schwarzsektoren färben sich dunkelviolett, ähnlich wie bei gelber Beleuchtung, nur ist die Umdrehungsgeschwindigkeit etwas größer als dort. Dies dürfte aber seinen Grund darin haben, daß die Intensität der grünen Beleuchtung beträchtlich kleiner ist, als die Intensität der gelben.

Versuch 3a und 4a

Sehr undeutlich tritt bei dieser Scheibenart, bei der also ein schwarzes Segment aus dem dunklen Sektor herausragt, ein Rot und ein Blau auf. Die Rotationsrichtung ist jeweils dieselbe, wie bei der gelben Beleuchtung. Die Er-

scheinung war so schwach, daß nur ein geübtes Auge eine Tendenz zum Rot oder zum Blau feststellen konnte. Der Grund hierfür dürfte in der geringen Intensität zu suchen sein. Auch bei gelber Beleuchtung treten die Farben um so schwächer auf, je geringer die Intensität der Beleuchtung ist. Bei Abnahme der Intensität ist allgemein eine Zunahme der Rotationsgeschwindigkeit zu beobachten, um gleiche Effekte zu erzielen.

Nicht möglich war es, mit anderen monochromatischen Lichtern an den Scheiben ähnliche Versuche durchzuführen. War die Durchlaßbreite der Lichtwellen klein genug, um als monochromatisches Licht angesehen werden zu können, so war die Intensität zu gering. War die Intensität groß genug, dann war die Durchlaßbreite so groß, daß man von keinem monochromatischen Licht mehr sprechen und daher auch keine theoretischen Schlußfolgerungen aus den Erscheinungen ziehen konnte.

IV. Diskussion der Ergebnisse

Warum benötigt man allgemein drei Farben zur Farbmischung? Dies liegt begründet in der besonderen Form der n a t ü r l i c h e n Farbkurve. Während man die bisherigen Farbkurven auf Grund dieser Dreiheit aufstellte, wurde die n a t ü r l i c h e Farbkurve unabhängig von den Mischungsgesetzen gewonnen, so daß obiger Schluß zulässig ist. Ebenso wird durch die besondere Form dieser Kurve das gesamte Gebiet der Farbmischung mit all ihren Gesetzlichkeiten erklärt, ebenfalls wieder ein Schluß, der zulässig ist, da keinerlei Voraussetzungen benutzt wurden. Während also die bisherigen Farbkurven nur eine Zuordnung der Farben zu Punkten einer Ebene lieferten, bekommt man nun zusätzlich eine Erklärung, warum das so und nicht anders ist. Der Grund hierzu ist nur in den Impulstripeln zu suchen. Läßt man z. B. eine mittel- und eine kurzwellige Strahlung gleichzeitig die Netzhaut reizen, so erhält man eine Empfindung, die zwischen den Ausgangsempfindungen liegt und die dem Farbton nach gleich ist einer Spektralfarbe aus diesem Bereich, deren Sättigung jedoch geringer ist als die Sättigung der entsprechenden Spektralfarbe. Man erklärte sich das bisher so, daß diese Mischfarbe einen Weißzusatz erhält. Führt man diese Mischung in unserer Farbebene aus, so erhält man einen Farbpunkt, der wie üblich zwischen den Ausgangspunkten liegt, nun aber nicht mehr auf die Farbkurve wegen der beträchtlichen Krümmung derselben zu liegen kommt, sondern in das Innere des Farbgebietes fällt und somit dem Weißpunkt bedeutend näher liegt, als die entsprechende Spektralfarbe. Eine Farbe ist demnach umso gesättigter, je unähnlicher ihr Impulstripel dem Weißtripel ist, umso ungesättigter, je näher der Farbpunkt dem Weißpunkt zu liegen kommt. Damit hängt auch die Verminderung der Sättigung einer Farbe bei zunehmender Intensität derselben zusammen. Der Farbpunkt nähert sich unter Beibehaltung seines Farbtones dem Weißpunkt.

Komplementärfarben sind dann Farben, deren Impulstripelsumme das Weißverhältnis ergibt, d. h. es handelt sich um Farben, die diametral zum Weißpunkt liegen. Alle weiteren Mischungsgesetzlichkeiten sind dann trivial.

Vom physiologischen Standpunkt aus ist es verständlich, daß nach einem längeren Belichtungszustand der Netzhaut andere Impulsfrequenzen zu erwarten sind, als nach längerer Dunkelpause. Damit ändert sich auch die gesehene Farbe. Vielleicht werden so die Erscheinungen der allgemeinen und der örtlichen Adaptation, der Ermüdung, der Umstimmung usw. verständlich. Es handelt sich bei jedem Sehakt zunächst um die Erzeugung von Impulstripeln, die bis jetzt von sechs Variablen abhängen. In Wirklichkeit wird jedoch dieser Vorgang noch komplizierter sein. Ist nun auf Grund einer bestimmten vorausgesetzten Gegebenheit ein Impulstripel erzeugt, dann zieht dieses Tripel eine eindeutige Empfindung nach sich. Die Wellenlängenvariable, die bisher als die ausschlaggebende Variable angesehen wurde, verliert ihre Sonderstellung vollkommen. In analoger Weise würden sich dann auch die Erscheinungen der Farbenfehlsichtigkeiten, sowie der krankhaften Zustände des Auges bezüglich des Farbensehens erklären. Bei all diesen Phänomenen ist eine Änderung der Impulstripel zu erwarten, damit aber auch notwendigerweise eine Änderung der Farbempfindung.

Ähnlich können nun auch die Farbänderungen bei intermittierender Beleuchtung, die den eigentlichen Anstoß zu einer Änderung der bisherigen theoretischen Auffassung der Entstehung einer Farbempfindung gegeben haben, erklärt werden.

Ein Blick in die Literatur zeigt uns, daß praktisch jedes Hauptgebiet der physiologischen Optik zur Erklärung dieser Phänomene herangezogen wurde. Während *Fechner* [6] und viele nach ihm den Grund dieser Erscheinungen in dem verschieden raschen An- und Abklingen der einzelnen Farben suchten, weisen andere auf Nachbilderscheinungen hin. Das Gebiet des Simultankontrastes bildet weiter eine Quelle für Erklärungsversuche. In neueren Arbeiten werden dann all diese verschiedenen Richtungen miteinander verquickt, aber immer bleibt ein unbestimmbarer Rest übrig, der Ansatzpunkt für berechtigte Kritik bietet. Dies gilt vor allem für eine Erscheinung, an der bisher alle Deutungsversuche scheiterten: Daß man mittels monochromatischer intermittierender Beleuchtung Farben aus allen Hauptfarbgebieten bekommen kann [9, 22].

Die Impulsfrequenzen sind eine Funktion

$$\nu = f\,(\lambda, t, \tau, I, F, A).$$

Nehmen wir eine weiße Scheibe mit einem Schwarzsektor oder einem Schwarzsegment oder einer Kombination aus beiden, so ist klar, daß wir damit über die Größe F in unserer Funktion verfügt haben. Es ist selbstverständlich, daß überall dort, wo scharfe Gegensätze zwischen Weiß und Schwarz, Hell und Dunkel oder zwischen anderen Farben auftreten, Kontrastwirkungen entstehen müssen, daß also dieses Gebiet hier eine Rolle spielt, aber keine ausschließliche. Lassen wir weiter die Scheibe mit einer bestimmten Geschwindigkeit rotieren und noch dazu in einer bestimmten Richtung, so ist auch über die Größe t, aber auch über die Größe τ voll verfügt. Es ist wiederum klar, daß durch die Unterbrechung der Belichtung die einzelnen Farbkomponenten verschieden rasch an- und abklingen.

Weiterhin ist die Situation der Nachbilder gegeben. Der Zustand A des Auges ist ebenfalls vorgegeben und damit der Adaptationseinfluß festgelegt. Es bleibt also nur noch eine bestimmte Wellenlänge λ mit einer bestimmten Energie I. Während nun für die ganze Scheibe λ konstant ist, ebenso A als allgemeine Konstante angesehen werden kann, haben wir für verschiedene Stellen der Scheibe allgemein betrachtet verschiedene t-, τ-, I- und F-Werte. Dadurch erzeugen verschiedene Stellen der Scheibe verschiedene Impulstripel und damit werden an verschiedenen Stellen der Scheibe verschiedene Farben gesehen. Die Bedeutung der Wellenlänge des beleuchtenden Lichtes ist nur die, eine Variable unter sechs Variablen zu sein.

Diese Gedanken werden gestützt durch die in differenzierter Form im zweiten Abschnitt durchgeführten Experimente.

Betrachten wir zunächst den 1. Versuch. Nach der Theorie der Impulstripel kann folgende Erklärung gegeben werden: Das Auge wird zunächst durch gelbes Na-Licht gereizt. Es bildet sich ein den gegebenen Bedingungen entsprechendes Impulstripel. Jetzt wird die Beleuchtung bei Rotation der Scheibe durch den schwarzen Sektor unterbrochen. Die drei Resonatoren klingen in verschiedenen Zeiten ab. Bevor jedoch dieser Prozeß völlig abgeschlossen ist, erfolgt eine erneute Belichtung. Es muß sich also für das Dunkelintervall nach kurzer Zeit eine Art Gleichgewichtszustand ausbilden mit einem Impulstripel, das nach dem Experiment der Farbe Violett zugerechnet werden muß. Weiterhin kann die Rotationsgeschwindigkeit nicht beliebig sein. Sowohl das An- wie das Abklingen der Erregung braucht Zeit. Zwischen dem Hell-Dunkelverhältnis und der Rotationsgeschwindigkeit, bzw. der wahren Verdunkelungszeit muß ein funktioneller Zusammenhang bestehen, der aus Abb. 7 ersichtlich ist.

Der 2. Versuch zeigt, daß das Blau sich stetig aus dem Violett entwickelt. Die Scheibenanordnung ist so, daß sich die Violett-Tripel nicht allzu stark verändern können. Es ist also eine Farbe zu erwarten, die vom Violett nicht sehr verschieden ist. Wir können demnach Violett und Blau durch ein Reizmuster charakterisieren.

Auch beim 4. Versuch können auf Grund der Scheibengestalt ähnlich wie beim Blau bei langsamer Rotation nur Impulstripel entstehen, die ähnlich denen des Violetts sind. Und da die eine Nachbarempfindung Blau schon durch ein Reizmuster gekennzeichnet ist, kann es sich nur, wenn überhaupt eine exakte Farbempfindung möglich ist, um die andere Nachbarempfindung von Violett handeln, und das ist eben Purpur.

Die Umkehrung der Rotationsrichtung bezüglich des 5. Versuches kann nun beim 6. Versuch ebenfalls keine große Änderung der Impulstripel bringen. Diese erfahren deshalb nur leichte Veränderungen und führen somit zu einer Nachbarempfindung von Gelb. Eine solche ist Grün. Das rote Nachbargebiet von Gelb, zu dem ja Purpur gehört, ist durch eine völlig andere Scheibengestalt charakterisiert.

Nehmen wir jetzt die grüne Beleuchtung in unsere vergleichende Betrachtung mit auf. Wenn im Versuch 5 Gelb und im Versuch 5 a Grün zu

sehen ist und wenn der Versuch 6 bei gelber Beleuchtung ein Grün liefert, dann muß, wenn die Theorie irgendwie Gültigkeit besitzen sollte, der Versuch 6 a Gelb liefern. Dies ist auch tatsächlich der Fall.

Wenn sich die Dunkelsektoren auch bei grüner Beleuchtung violett färben, dann müssen die Farben, die sich bei gelber Beleuchtung aus dem Violett entwickeln ließen, auch hierbei auftreten. Auf Grund der geringen Intensität konnten diese Effekte nur andeutungsweise beobachtet werden.

Schlußwort

Ohne eine endgültige Aussage über die Einzelheiten der Impulserzeugung und ohne eine Aussage über die materiellen Vorgänge, die vielleicht diese Impulse noch nach sich ziehen, zu machen, konnte gezeigt werden, daß es ohne Hinzunahme einer Hypothese möglich ist, den Empfindungen Impulstripel zuzuordnen. Auf Grund dieser Zuordnung wurden die Farben in einer Ebene eindeutig dargestellt mit den Impulstripeln als Koordinaten.

Auch eine differenzierte Untersuchung der Farbänderungen bei intermittierender Beleuchtung ergab keinen Punkt, der als ein Widerspruch angesehen werden konnte. Sicherlich stellt diese Arbeit keinen „Beweis" dar, der ähnlich einem mathematischen Beweis nicht mehr anfechtbar wäre. Dies ist erst dann der Fall, wenn es möglich ist, von verschiedenen Resonatoren der Netzhautgebiete direkt Impulse abzuleiten, während man gleichzeitig obige Intermittenzversuche durchführt.

Die Schlüsse, die in dieser Arbeit gezogen wurden, bedürfen teilweise einer, momentan noch nicht durchführbaren, experimentellen Nachprüfung. Doch sie führten bisher alle zu keinem Widerspruch. Die verschiedenen Phänomene des Farbensehens scheinen sich zwanglos dem aufgestellten Grundgedanken einzuordnen. Keine bisherige Theorie vermochte dies, trotz Hypothesen. Doch auch der in dieser Arbeit vorgetragene Gedanke wird nur eine Annäherung an die Wirklichkeit sein, eine Approximation des Tatsächlichen.

Den Herren Professoren Dr. Dr. *Wöhlisch* und Dr. *Autrum* bin ich zu großem Dank verpflichtet, da durch ihre Ratschläge und Hinweise diese Arbeit sehr gefördert wurde. Nicht versäumen möchte ich, auch Dank zu sagen der Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät der Julius-Maximilian-Universität Würzburg, die durch ihr Entgegenkommen es ermöglichte, daß diese Arbeit als Dissertation eingereicht werden konnte.

Zusammenfassung

Der Verfasser geht von folgenden Gegebenheiten aus: Jede bisherige Theorie der Farbempfindung bedarf gewisser Grundhypothesen, auf die dann weiter aufgebaut wird. Trotz Hypothesen vermochte bisher keine dieser Theorien das gesamte Gebiet der Farbempfindung einheitlich und übersichtlich zu erklären.

Von allen Theorien haben große Bedeutung gewonnen die sogenannten Komponententheorien. Es wird hierbei eine bestimmte Anzahl von Grund- oder Urfarben gefordert, die potentiell im menschlichen Gesichtssinn vorhanden sind. Durch eine Wellenlänge werden im allgemeinen mehrere dieser Urfarben zur Auslösung gebracht und die Summe dieser ergibt dann die gesehene Farbe.

Dieser Grundfarbengedanke und damit jede Komponententheorie wird widerlegt von den sogenannten Farbänderungen bei monochromatischer intermittierender Beleuchtung. Hierbei ist es möglich, durch ein monochromatisches Licht Farben aus allen Hauptgebieten des Farbenkreises zu erzeugen.

Eine weitere Voraussetzung vorliegender Arbeit bilden mikroelektrodische Untersuchungen an der Netzhaut der Katze. Hierbei werden an bestimmten Stellen der Netzhaut bei Belichtung derselben elektrische Impulse aufgenommen. Die Anzahl der Impulse pro Sekunde verändert sich in gesetzmäßiger Weise durch Veränderung der Intensität des Reizlichtes, durch Änderung der Wellenlänge und der Latenzzeit. Es gibt Netzhautelemente, die auf eine Stäbchenaktivität schließen lassen und solche, die eine ausgesprochene Wellenlängenabhängigkeit besitzen. Weiter unterscheidet man Elemente, die nur auf den Beginn des Lichtreizes hin mit Impulsen antworten, solche, die nur auf das Aufhören des Reizes und solche, die auf beides mit Impulsen antworten. Es zeigte sich, daß bei den wellenlängenabhängigen Elementen drei verschiedene zu unterscheiden sind: Solche, die ihr Frequenzmaximum im kurzwelligen Teil des Spektrums, solche, die ihr Maximum im mittelwelligen Teil und solche, die es im langwelligen Teil des Spektrums besitzen. Diese Maxima werden zu verschiedenen Zeiten erreicht. Trifft also ein monochromatisches Licht auf das Auge, so entsteht ein Tripel von Impulsfrequenzen, entsprechend den drei verschiedenen Netzhautelementen.

Ohne Aufnahme einer Hypothese wird nunmehr der Versuch unternommen, diese Impulstripel in umkehrbar eindeutiger Weise den Farben des Farbraumes zuzuordnen. Dieser Versuch gelingt. In der Farbebene liegen alle Farben auf einer stetigen, sich nicht schneidenden, an bestimmten Stellen sich krümmenden, offenen Kurve, die in ihrem Innern den Weißpunkt enthält. Die Farbmischung erfolgt in naheliegender Weise durch vektorielle Addition der Impulstripel. Alle Farbmischungsgesetzlichkeiten können nunmehr erklärt werden. Beim Vergleich der erhaltenen Farbkurve mit den bisherigen fällt sofort die prinzipielle Ähnlichkeit auf. Unterschiede werden durch die Verschiedenheit der Voraussetzungen erklärt. Da keinerlei willkürliche Koordinaten bei der Aufstellung der Farbkurven benutzt wurden, und auch die empirisch gefundenen Farbmischungsgesetze dabei keine Anwendung fanden, wird diese Farbenkurve als die natürliche bezeichnet.

Mit Hilfe der Zuordnung der Farben zu Impulsfrequenztripeln ist es nunmehr möglich, alle Gebiete des Farbensehens einheitlich und übersichtlich zu erklären.

Die Anzahl der Impulse pro Sekunde ist im allgemeinen abhängig von der Wellenlänge, der Belichtungszeit, der Latenzzeit, der Intensität, des allgemeinen Zustandes des Auges und des Reizbildes (gegenseitige Beeinflussung gereizter Netzhautgebiete, Beeinflussung durch Rückleitung u. a.). Innerhalb dieser Variablen verliert die Wellenlänge ihre bisherige Sonderstellung. Die Impulstripel können trotz konstanter Wellenlänge Änderungen erfahren und damit eine Farbänderung hervorrufen. Dies tritt vor allem bei den sogenannten Farbänderungen bei monochromatischer intermittierender Beleuchtung auf. Somit lassen sich vor allem diese Erscheinungen, die bisher keiner Deutung zugänglich waren, in ebenso einfacher, wie konsequenter Weise erklären.

Auch eine differenzierte experimentelle Untersuchung dieser Farberscheinungen mit Hilfe eines gelben und grünen Reizlichtes konnte keinen Widerspruch zur vorliegenden Theorie erbringen.

Summary

The appearance of an electric impulse tripel depending on the wave length of the illuminating light has been shown by the investigations of *Donner* performed by means of microelectrodes at the retina of the cat. The present work proved a clear relationship between the sensation of colour and those

impulse triples to be used as natural colour coordinates. The phenomena of the physiological optics, also the sensation of the colour changes elicited by intermittent stimulation of thre retina can be explained by the application of this basic conception.

Résumé

Les expériences microélectrodiques de *Donner* sur la rétine du chat montrent l'apparition d'une triple impulsion électrique qui est en relation avec la longueur d'ondes de la lumière éclairante. L'exposé montre une relation claire entre les sensations de couleur et ces impulsions triples, si bien que cellesci peuvent être utilisées comme coordonnées de couleur, sans aucune condition préalable. A l'aide de ce principe, on peut expliquer les manifestations de l'optique physiologique, ainsi que les variations de couleur lors d'excitations intermittentes de la rétine.

Schrifttum

1 *Bouma, P. J.*, Farbe u. Farbwahrnehmung; Eindhoven (Holland); N. V. Philip's Gloeilampenfabrik 1951 — 2 *Buchholtz, Ch.*, Zschr. Tierpsychol. **9** (1952): 462 3 *Cibis, P.*, Über den gegenwärtigen Stand der Theorie des Farbensinnes; Ber. Dtsch. opht. Ges. 1948 — 4 *Cohen, J.* u. *D. A. Gordon*, Psychol. Bull. **46** (1949): 97 5 *Donner, K. O.*, Acta physiol. scand. (Stockh.) **21**, Suppl. 72, 1950 — 6 *Fechner, G. Th.*, Pogg. An. **45** (1838): 227 — 7 *Fleischer, E.*, Pflügers Arch. Physiol. **246** (1943): 803 — 8 *Franz, W.*, Zur Theorie des Farbsehens; Pflügers Arch. Physiol. **246** (1942): 112 — 9 *Gehrcke, E.*, Neue Versuche über Farbensehen; An. Phys. **2**, 1948 — 10 *Graßmann, H.*, An. Phys. **89** (1853): 69 — 11 *Hartridge, H.*, Science **108**, Nr. 2807, 1948 — 12 *ders.*, Brit. med. J. **4666** (1950): 1313 — 13 *ders.*, Recent advances in the physiology of vision; London 1950 — 14 *Hering, E.*, Wissenschaftliche Abhandlungen; Leipzig 1930 — 15 *Jordan, P.*, Optik **2**, 1947 — 16 *Lomonossow, M. W.*, Vortrag über den Ursprung des Lichtes, der eine neue Theorie der Farben darstellt; gehalten am 1. 6. 1756 in der Petersburger Akademie der Wissenschaften; abgedruckt 1757 in der Akademischen Typographie Petersburg. Lateinische Übersetzung von Grigori Kosizki: Oratio de origine lucis sistens novam theoriam colorum. Ausführliche Referate: Neue Zeitung von Gelehrten Sachen auf das Jahr 1758, Leipzig 1758, Nr. 98 v. 7. 12., S. 873—877; Goettinger Zeitung von Gelehrten Sachen auf das Jahr 1759, Goettingen 1759, Nr. 51 v. 28. 4., S. 451—454; Englisches Journal "Monthly Review", London 1759, Nr. 21, S. 254 — *Neugebauer, H. E. J.*, Optik **5** (1948/49): 410 — 18 *ders.*, ebda. **5** (1949): 371 — 19 *ders.*, Phys. Blätter **1** (1951): 20 — 20 *Prevost, B.*, Mémoires de la Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genéva **3** (1823/26): 121 — 21 *Trendelenburg, W.*, Der Gesichtssinn; Berlin 1943 — 22 *Weizsäcker, V. v.*, *P. Christian* u. *R. Haas*, Pflügers Arch. Physiol. **249** (1948): 655

Lebenslauf

Ich — Heinrich Ludwig Seidl — wurde am 2. 10. 1926 als Sohn des damaligen Postschaffners Ludwig Seidl und dessen Ehefrau Maria Seidl, geb. Müller, in Amberg/Opf. geboren und röm.-kath. getauft. Die Kindheit verlebte ich im Elternhause. Von 1933 bis 1938 besuchte ich die Volksschule in Amberg, um hierauf in die Oberschule f. J., ebenfalls in Amberg, einzutreten. Mit Beginn der 6. Klasse wurde ich als Luftwaffenhelfer in Nürnberg eingesetzt. Im Februar 1944 erreichte mich die Einberufung zum R. A. D., im Mai desselben Jahres der Stellungsbefehl zur Wehrmacht. Bei meinem ersten Fronteinsatz im Westen wurde ich im September 1944 schwer verwundet. Nach meiner Genesung erlebte ich den letzten Kriegsabschnitt im Fronteinsatz im Osten. Ende Juni 1945 wurde ich aus englischer Kriegsgefangenschaft 40% erwerbsgemindert in die Heimat entlassen.

Am 1. 2. 1946 trat ich in die 8. Klasse der Oberrealschule Amberg ein und legte im Juni/Juli 1947 die Reifeprüfung ab. Vom WS 1947/48 bis einschließlich SS 1950 studierte ich an der erweiterten phil.-theol. Hochschule Regensburg Mathematik und Physik und bestand im Herbst 1950 die Vorprüfung für das Höhere Lehramt in diesen beiden Fächern. Vom WS 1950/51 bis einschließlich SS 1952 setzte ich meine Studien an der Universität Würzburg fort und schloß diese mit dem Staatsexamen in Mathematik und Physik im Herbst 1952 ab. Im November 1952 wurde ich an das Staatl. Realgymnasium Würzburg zur Ableistung des Referendarjahres einberufen, das ich im Juni 1953 mit dem Assessorexamen beendete. Im September 1953 erhielt ich meine erste Anstellung als Lehramtsassessor am Staatl. Realgymnasium Würzburg. Es folgten Versetzungen an die Staatl. Oberrealschule Würzburg, an die Staatl. Oberrealschule mit Mittelschule Hersbruck und an die Staatl Oberrealschule mit Gymnasium Kitzingen. Inzwischen wurde ich am 1. 10. 1954 zum Studienassessor ernannt.

Neben dem eigentlichen Fachstudium beschäftigte ich mich auch mit Philosophie und Psychologie, sowie mit Physiologie. Letzteres vor allem deswegen, weil ich im Laufe meines Studiums auf das Spezialgebiet der Farbenlehre aufmerksam wurde. Ich konnte im Mai 1952 vor der Physikalisch-Medizinischen Gesellschaft Würzburg die Grundlagen einer neuen Theorie der Farbempfindung veröffentlichen, die nunmehr Gegenstand dieser Dissertation bilden.